

Evolution d'une population de copépodes dans le système des courants équatoriaux  
de l'Océan Pacifique.

Zoogéographie, écologie et diversité spécifique

J. A. GUEREDRAT

Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa; Nouméa, New Caledonia

21 JAN. 1972

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n° 5479

### Abstract

*Evolution of a copepod population in the Pacific Ocean equatorial currents system. Zoogeography, ecology and specific diversity*

During the cruise "Alizé" along the Equator in the Pacific Ocean from 86° 20' W to 151° 01' E (Fig. 1), 33 night tows were made with a 1 m plankton net, in the 0 to 200 m layer. The samplings show 3 types of copepod distribution (Figs. 2 to 5); the main type presents the well-documented decrease from east to west. The different distributions seem controlled by: surface phytoplankton abundance in the case of *Eucalanus subtennis*; temperature and the thermocline in *Euchaeta media* and *Pleuromamma quadrangulata*; type and availability of prey in *Euchaeta marina*; upwelling and the Peru current in *Eucalanus elongatus hyalinus* and *Rhincalanus nasutus*. The 3 warm-water species *Rhincalanus cornutus*, *Eucalanus attenuatus* and *Eucalanus subcrassus* are more abundant in the western part of the Pacific Ocean, where temperature is higher. The 2 cosmopolitan species *Pleuromamma xiphioides* and *P. abdominalis* do not show any clear relationship with the biotope. Probably the presence of some species in the upper water layer in the zone of intense divergence and upwelling emphasizes the westward decrease. It has been possible to define 4 zones by phytoplankton distribution, currents, vertical circulation, and the physical and chemical properties of the biotope; these zones agree with the zonation of the copepods in accordance with the results of a rank test. Within these limits, the 4 indices of specific diversity  $I = - \sum p_i \log_2 p_i$  and the equitability have been calculated. The diversity variations account for the ecosystem evolution after MARGALEF's theory. The lower specific diversity in the oriental zone is related to the well developed divergence, the high rates of nutrients, the intense phytoplankton production, the instability in time and the southern water inflow; in this zone, the ecosystem is in an early stage of succession with a percentage of herbivores such as *Eucalanus subtennis* (45 %) present. The diversity index confirms the changes introduced by the trade winds along the Equator, mainly in the eastern part of the Pacific Ocean.

### Introduction

Pour le plancton et les copépodes pélagiques en particulier, les études de synthèse sur la biogéographie relatives à l'ensemble du Pacifique, ou à la zone intertropicale, sont généralement conduites à partir d'un matériel hétérogène prélevé par des méthodes diverses et à des époques différentes souvent très éloignées les unes des autres (BOGOROV et al., 1961; REID, 1962; LANG, 1965). Les analyses d'échantil-

lonnages plus homogènes sont limitées à l'une des régions, orientale (KING et HIDA, 1957), centrale (KING et DEMOND, 1953), ou occidentale de l'Océan Pacifique (BOGOROV et VINNOGRADOV, 1960; HEINRICH, 1960), ou de 140° W à 160° E (VINNOGRADOV et VORONINA, 1963) et sont basées sur des prélèvements situés le long de coupes méridiennes. Tous ces travaux montrent que, dans la région intertropicale, c'est aux environs de l'équateur que le plancton est le plus abondant. Il apparaît donc intéressant d'étudier le long de l'équateur l'évolution spatiale de la faune planctonique à travers tout l'Océan Pacifique. C'est un milieu qui se définit naturellement par son unité dynamique; les transports d'eaux prédominants s'effectuent suivant une seule direction et principalement d'est en ouest dans la couche 0 à 200 m; ils entraînent dans cette direction l'évolution des propriétés physico-chimiques (LEMASSON et PITON, 1969) et des phénomènes de circulation verticale.

La croisière «Alizé» permet d'entreprendre ce type d'étude; elle offre, en effet, tout au long de l'équateur, un échantillonnage floristique et faunistique de la couche superficielle et une importante série de données physico-chimiques.

Après l'étude descriptive de la biogéographie, nous tenterons, par des considérations écologiques, d'interpréter les différences spécifiques qui s'observent dans les répartitions des copépodes. Puis, en utilisant la diversité spécifique des structures régionales, prises comme unité d'organisation, nous chercherons à dégager les principes qui régissent l'évolution des principales caractéristiques de l'écosystème planctonique le long de l'équateur, des Galapagos au nord des Iles Salomon.

### Matériel et méthodes

Le matériel analysé dans cette étude a été récolté lors de la croisière «Alizé», effectuée, par le navire océanographique N. O. «Coriolis» du Centre O.R.S.T. O.M. de Nouméa, à travers l'Océan Pacifique. Cette campagne s'est déroulée le long de l'équateur, du 20

novembre au 10 décembre 1964 de 86° 20 W à 139° 22 W et du 18 février au 8 mars 1965 de 145° 01 W à 151° 10 E. Une telle interruption est sans doute préjudiciable à l'homogénéité chronologique des prélèvements. Cependant elle sera sans grande importance sur l'analyse écologique entreprise car, pour chaque station, tous les éléments de l'écosystème proviennent d'observations recueillies simultanément. Par ailleurs, en zone équatoriale, il est assez peu probable que les changements survenus soient d'une amplitude telle qu'il soit hasardeux de comparer les deux régions explorées.

Tout au long de cette traversée des pêches ont été effectuées à l'aide d'un filet à plancton ordinaire conique, ayant un diamètre d'ouverture de 1 m et

cercle d'ouverture, c'est-à-dire en un point où la vitesse du flux d'eau est inférieure à sa vitesse moyenne (TRANter et HERON, 1967) le volume d'eau filtrée est légèrement supérieur à la valeur théorique  $\pi R^2 L$ , voisine de 4000 m<sup>3</sup>.

Parmi les copépodes calanoides nous avons retenu 13 espèces dont l'ensemble représente plus de 80 % de l'effectif total. Ces espèces ont été choisies à cause de leur grande importance numérique et de leur taille, qui permet une rétention significative (REPELIN et GUEREDRAT, 1970). Ces espèces sont:

<i>Eucalanus elongatus hyalinus</i>	(CLAUS, 1865)
<i>Eucalanus attenuatus</i>	(DANA, 1849)
<i>Eucalanus subcrassus</i>	GIESBRECHT, 1888

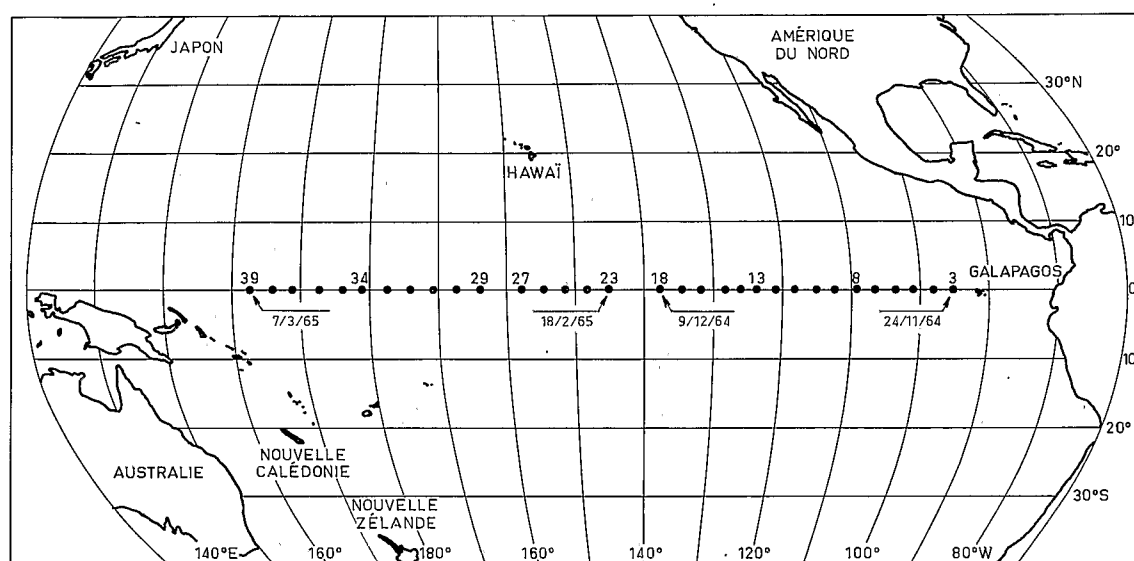


Fig. 1. Itinéraire de la croisière «Alizé». Position des stations

fait de nylon n° 000 (vide de maille compris entre 0,9 et 1 mm). Au centre du cercle d'ouverture se trouvait un débitmètre et sur le câble était fixé un profondimètre. Des traits obliques exploraient la couche 0 à 200 m. Ces pêches journalières débutaient vers 21.30 hr (heure locale) et duraient en moyenne 52 min ( $s = 8,8$ ). L'échantillonnage comprend 32 prélèvements distants d'environ 3° de longitude (Fig. 1).

Grâce à l'uniformité de la méthodologie employée au cours de la croisière, le volume d'eau filtrée a très peu varié. Cependant pour permettre une meilleure comparaison des récoltes, entre elles, nous avons ramené les longueurs de la colonne d'eau filtrée, lors des traits, à la valeur standard de 5000 m qui est voisine de la longueur moyenne. Ainsi chaque échantillon correspond à une unité de longueur d'eau filtrée ( $L$ ) par le filet. Le débit-mètre étant placé au centre du

<i>Eucalanus subtenius</i>	GIESBRECHT, 1888
<i>Rhincalanus nasutus</i>	GIESBRECHT, 1888
<i>Rhincalanus cornutus</i>	DANA, 1949
<i>Undeuchaeta plumosa</i>	(LUBBOCK, 1856)
<i>Euchaeta marina</i>	(PRESTANDREA, 1833)
<i>Euchaeta concinna</i>	DANA, 1849
<i>Euchaeta media</i>	GIESBRECHT, 1888
<i>Pleuromamma xiphias</i>	(GIESBRECHT, 1889)
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	(LUBBOCK, 1856)
<i>Pleuromamma quadrangulata</i>	(DAHL, 1893)

L'environnement est d'autre part caractérisé par 66 stations hydrologiques (ROTSCHI et al., 1967), 32 prélèvements de macrophytoplancton en surface (DESROSNIÈRES, 1969) et 34 évaluations des pigments photosynthétiques de 0 à 150 m (DESROSNIÈRES et al., 1968), tous effectués au cours de la croisière «Alizé».

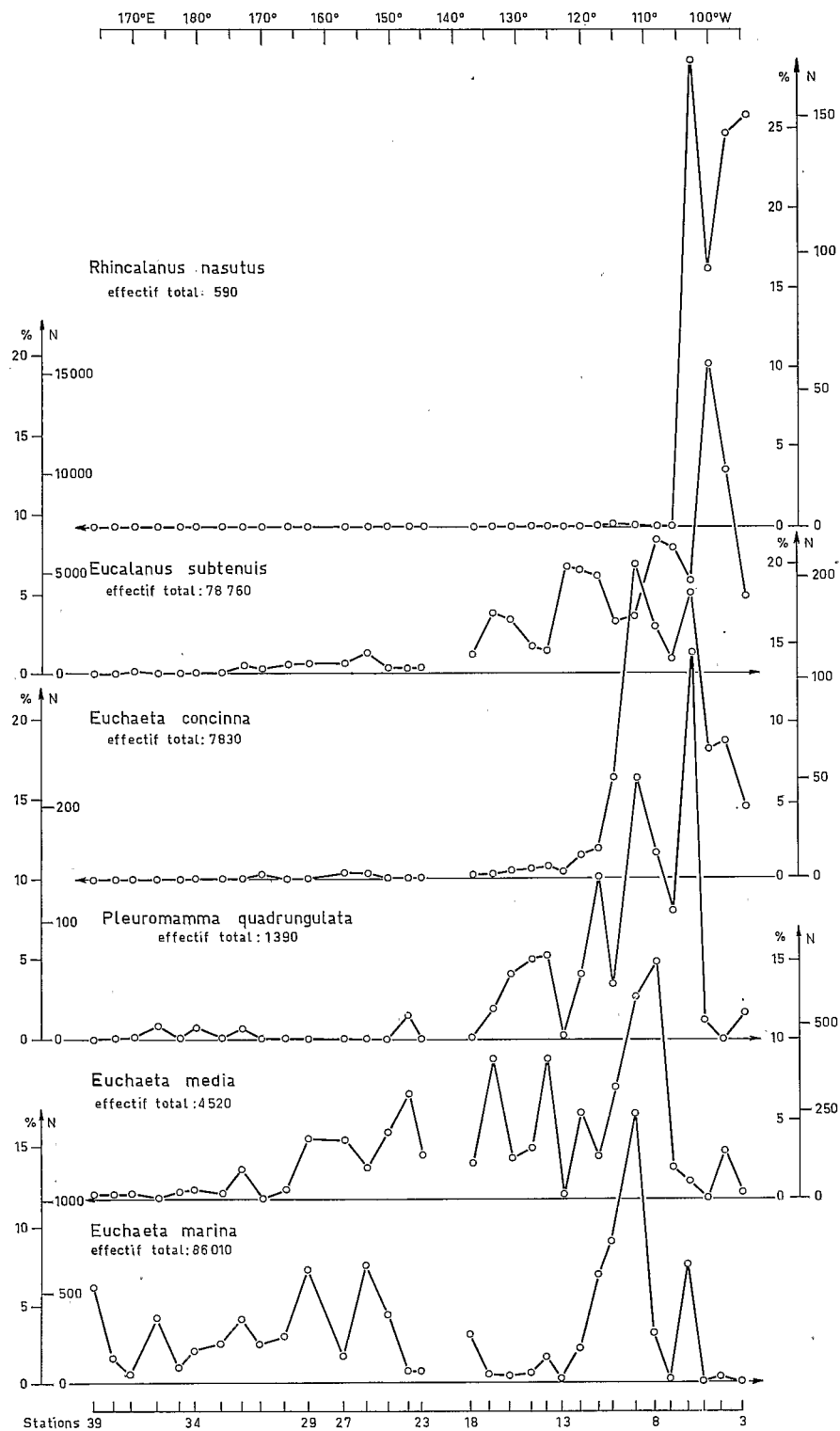


Fig. 2. Distributions longitudinales des espèces à prédominance orientale

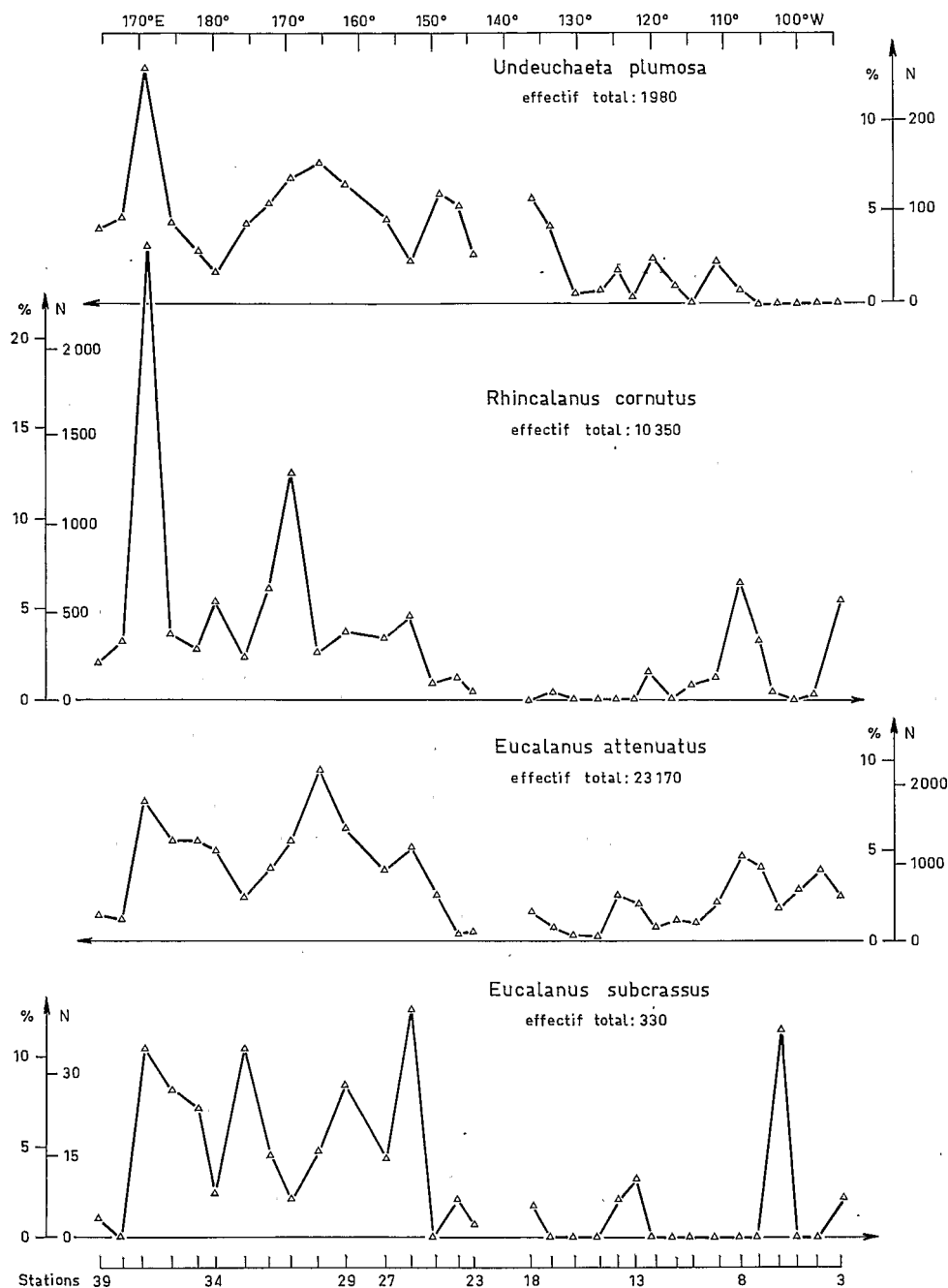


Fig. 3. Distributions longitudinales des espèces à prédominance occidentale.

### Distributions géographiques

Les courbes de distributions géographiques des copépodes mettent en évidence 3 types de situation le long de l'équateur. Dans le cas le plus fréquent, nous observons une décroissance des effectifs d'est en ouest, ce pour *Rhincalanus nasutus*, *Eucalanus sub-*

*tenuis*, *Euchaeta concinna*, *Pleuromamma quadrangulata*, *Euchaeta media*, *Euchaeta marina* (Fig. 2) et *Eucalanus elongatus hyalinus*; cette dernière espèce, non figurée, présente une répartition à peu près analogue à celle de *R. nasutus*, les trois premières stations se partageant les 81 spécimens récoltés. Par contre pour

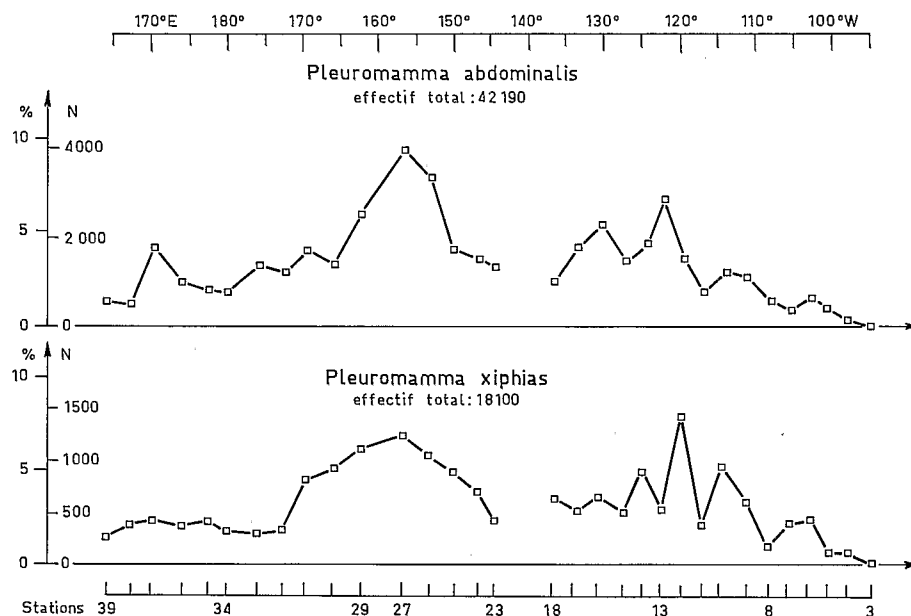


Fig. 4. Distributions longitudinales des espèces à prédominance centrale

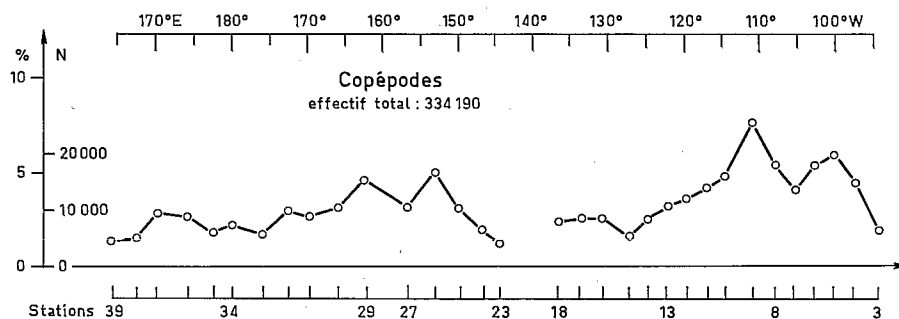


Fig. 5. Distribution longitudinale de l'ensemble des copépodes capturés

*Undeuchaeta plumosa*, *Rhincalanus cornutus*, *Eucalanus attenuatus* et *Eucalanus subcrassus* (Fig. 3) la partie occidentale est la plus peuplée. Enfin, les deux espèces très cosmopolites *Pleuromamma abdominalis* et *P. xiphias* (Fig. 4) ont leur développement optimal dans le Pacifique Central.

En conclusion de ces différentes évolutions quantitatives, on peut noter que la densité de l'ensemble des copépodes capturés (Fig. 5) diminue vers l'ouest, car il y a davantage d'espèces présentant ce type de décroissance, et, surtout, qu'elles possèdent les effectifs les plus élevés. Cet appauvrissement vers l'ouest a été signalé par divers auteurs pour la biomasse planctonique totale (BOGOROV et al., 1961; REID, 1962), ou plus précisément au niveau de divers taxa et, en particulier, pour les copépodes (VINOGRADOV et VORONINA, 1963).

Soulignant les différents types de distribution mis en évidence, certaines des espèces étudiées présentent des répartitions tranchées. Rappelons qu'*Eucalanus elongatus hyalinus* et *Rhincalanus nasutus* existent uniquement à l'est des méridiens 104° W et 116° W respectivement; et qu'*Undeuchaeta plumosa* n'apparaît qu'à l'ouest du 106° W; alors qu'*Euchaeta concinna* et *Pleuromamma quadrangulata* ne se rencontrent presque plus dans la région située à l'ouest du 138° W. A un moindre degré de différenciation nous observons, pour la plupart des espèces, que les effectifs moyens changent notablement aux environs des méridiens 110°, 145° et 168° W. Nous pourrions penser *a priori* que l'interruption de la croisière vers 145° W est, peut-être, seule responsable de la discontinuité observée à cette longitude; mais BOGOROV et al. (1961) situent justement à 145° W la limite occidentale de l'isoplethe

de 100 mg/m<sup>3</sup> de la biomasse la couche 0 à 100 (150 m) sur l'équateur.

Le long de l'équateur, de 95° W à 162° E, les 4 zones faunistiques que signalent GRANDPERRIN et RIVATON (1966) pour les poissons bathypélagiques et ROGER (1967) dans l'étude des euphausiacés, semblent exister également pour les copépodes.

Il y a donc une évolution spatiale dans la répartition des copépodes, avec des changements plus ou moins marqués. La durée de la campagne ajoute très probablement une composante liée au temps à cette transformation, mais les prélèvements d'une croisière du type «Alizé» ne permettent pas de déceler la part imputable à cette composante.

Nous nous proposons donc d'entreprendre l'étude

de l'évolution longitudinale et, s'il y a lieu les mutations, que subit la structure de l'écosystème, en place sur l'équateur lors du passage du N.O. «Coriolis».

### Etude du milieu

#### Conditions physico-chimiques

Dans la couche 0 à 300 m, l'enfoncement des isothermes, surtout, de 90° à 140° W (Fig. 6), indique que la température, à un niveau donné, augmente d'est en ouest. Nous observons aussi une plongée vers l'ouest de la thermocline, qui se stabilise, à partir de 140° W, vers 200 m de profondeur. A l'ouest de cette longitude sa limite supérieure atteint 25 °C et son

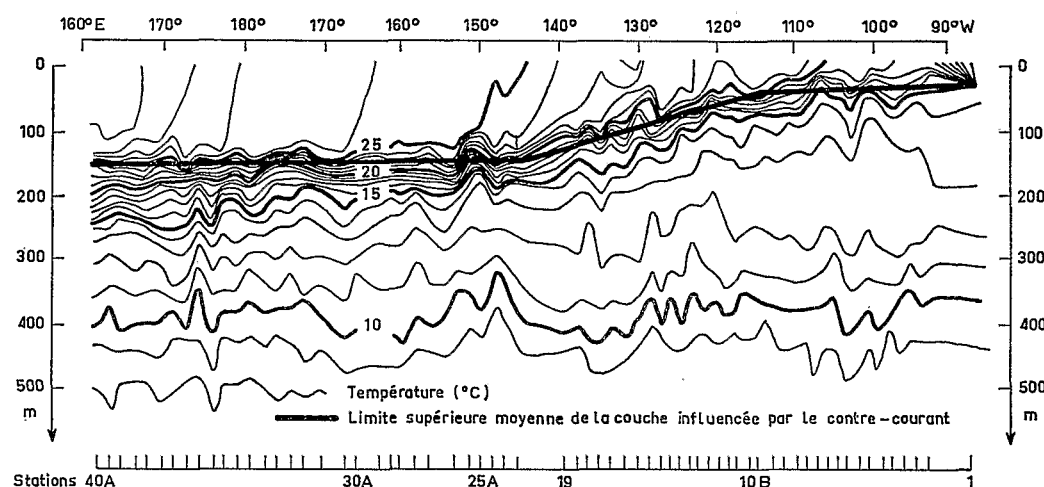


Fig. 6. Distributions longitudinales verticales de la température

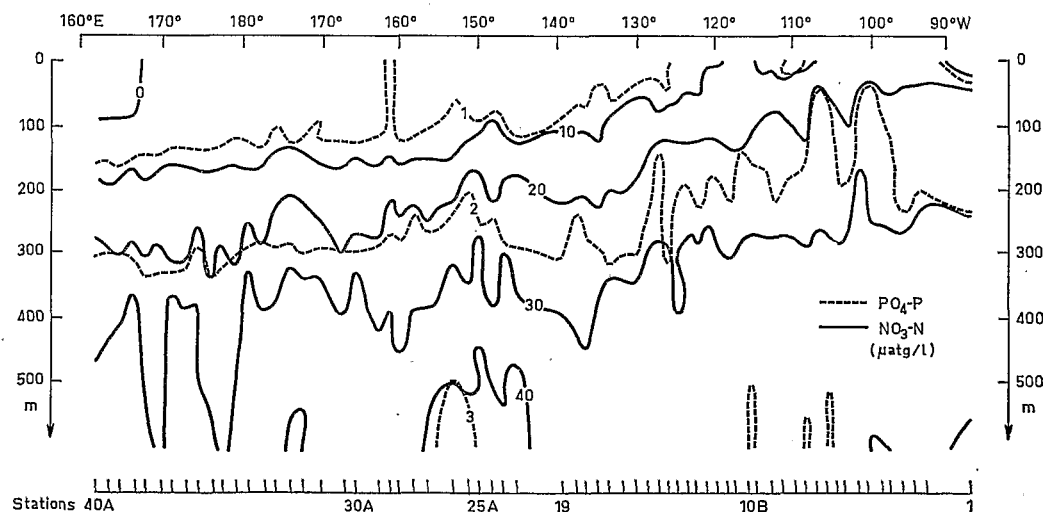


Fig. 7. Distributions longitudinales et verticales du phosphore minéral et de l'azote sous forme de nitrate dissous

gradient thermique est maximal. Cette thermocline est surmontée d'une couche isotherme, qui s'amincit vers l'est puis disparaît aux environs de 90° W.

Les distributions verticales de l'azote sous forme de nitrate et du phosphore minéral dissous, (Fig. 7) montrent aussi un enfoncement des isoplèthes vers l'ouest, qui traduit un affaiblissement des teneurs en sels nutritifs, des 300 ou 400 premiers mètres, dans cette même direction.

Dans le Pacifique occidental, le courant du Pérou porteur d'eaux froides du Sud est bien développé d'août à septembre et coïncide approximativement avec la zone d'upwelling, mais, vers l'ouest, ces eaux perdent leur individualité assez rapidement (WYRTKI,

être une convergence. AUSTIN et RINKEL (1957) estiment qu'à l'ouest du 180° l'upwelling équatorial est absent ou faiblement développé.

### Distribution du phytoplancton

D'est en ouest, les distributions du phytoplancton montrent deux types d'évolution. D'une part, nous observons un appauvrissement, marqué: (a) dans la couche la plus superficielle, par la décroissance brutale de l'effectif du macrophytoplancton (Fig. 8) d'après les données de DESROSIERES (1969); (b) par la diminution à tous les niveaux, mais surtout dans les 50

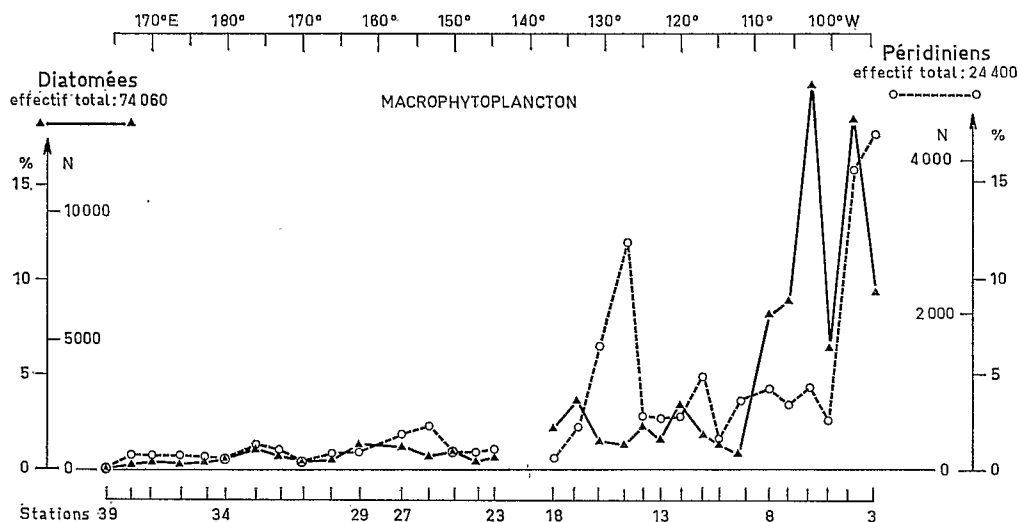


Fig. 8. Distribution longitudinale du macrophytoplancton de surface (d'après DESROSIERES, 1969)

1966). Ainsi les eaux du courant équatorial se réchauffent et s'appauvrissent au cours de leur trajet.

Les gradients verticaux maximaux de la densité, du phosphore minéral et de l'oxygène dissous ont permis à LEMASSON et PITON (1969) de déterminer la limite supérieure moyenne de la couche influencée par le contre-courant de Cromwell (Fig. 6). Ce courant apparaît comme une couche relativement homogène à très faibles gradients verticaux, et s'élève en se dirigeant vers l'est. HISARD et RUAL (1970) supposent que le contre courant participe à l'enrichissement en sels nutritifs des eaux superficielles orientales.

JARRIGE (communication personnelle), traitant de la croisière «Alizé», signale que l'upwelling équatorial est plus actif à l'est qu'à l'ouest et que, de 150° W à 180°, l'upwelling résulte de la divergence due au vents et n'affecte pas les eaux situées à plus de 120 m de profondeur, enfin, qu'entre 180° et 160° E existe peut-

premiers mètres, de la teneur en chlorophylle *a* (Fig. 9); (c) malgré une variabilité très grande, par la décroissance générale de la quantité de chlorophylle *a*/m<sup>2</sup> pour la colonne 0 à 100 m.

D'autre part, on constate un enfoncement qui se manifeste: (a) dans l'approfondissement de l'isoplèthe de 10 mg/m<sup>3</sup> de chlorophylle *a* (Fig. 9); (b) dans le fait que, au sein des 100 premiers mètres, le taux de chlorophylle *a*/m<sup>2</sup> décroît très faiblement, en moyenne de 23 à 19 mg/m<sup>2</sup>, alors que le macrophytoplancton de surface diminue de façon spectaculaire; ces grandes différences d'amplitudes et de vitesses de décroissance indiquent une augmentation de l'épaisseur de la couche phyto-gène d'est en ouest.

La submergence de la couche phytoplanctonique et son appauvrissement sont essentiellement la conséquence des phénomènes identiques que nous avons signalés dans la distribution des sels nutritifs.



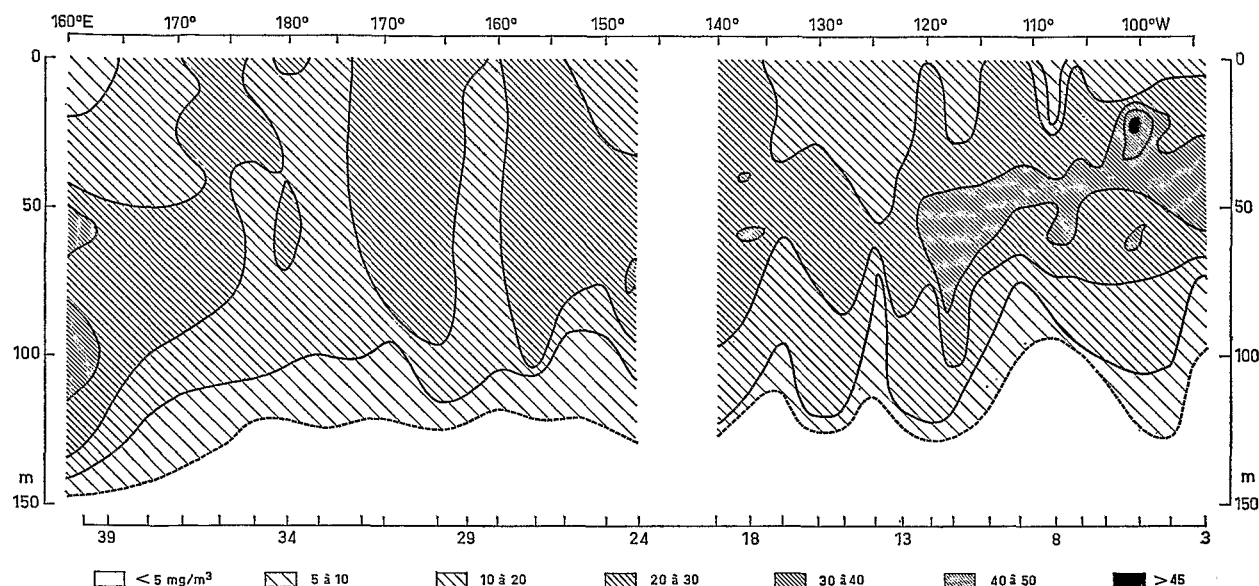


Fig. 9. Distributions longitudinale et verticale de la chlorophylle *a* (d'après DESROSIERES et al., 1968)

### Repartitions écologiques

Les caractéristiques physico-chimiques et l'abondance en phytoplancton de la région explorée nous permettent d'avancer quelques hypothèses qui peuvent expliquer les distributions des différentes espèces considérées.

#### Espèces à prédominance orientale

Parmi elles se trouvent 2 formes épiplanctoniques *Eucalanus subtennis* et *Euchaeta marina*. *E. subtennis* présente une répartition très voisine de celle du macrophytoplancton (Figs. 2 et 8). Cette similitude souligne la prépondérance des végétaux dans le régime alimentaire des *Eucalanus*. Notons cependant que l'espèce n'est pas strictement cantonnée dans les quelques premiers mètres où les diatomées et péridiniens ont été prélevés (DESROSIERES, 1969). Si donc ce parallélisme traduit vraiment les rapports de l'espèce avec sa nourriture, et que celle-ci soit le principal facteur responsable de sa limitation, il nous apprend qu'*E. subtennis* s'alimente principalement lorsqu'il se trouve au voisinage immédiat de la surface.

*Euchaeta marina* qui, au stade adulte, a surtout un régime carnivore (VINOGRADOV et VORONINA, 1961), présente une diminution de très faible amplitude. L'espèce étant par ailleurs eurytopique l'on conçoit son cosmopolitisme le long de l'équateur; toutefois sa faible décroissance vers l'ouest est à rapprocher de celle de l'ensemble des copépodes.

Dans le même genre, *Euchaeta media* présente une décroissance régulière un peu plus marquée; en écartant, comme précédemment, l'influence du phytoplancton, puisqu'il s'agit aussi d'une espèce carnivore

(BROOKS, 1969), nous pouvons supposer qu'elle est surtout répandue dans les eaux tempérées (ROSE, 1933) et, qu'elle se rarefie dans la couche prospectée, quand celle-ci se réchauffe dans sa partie occidentale. Cette raréfaction peut être générale à tous les niveaux bathymétrique; elle peut aussi résulter de (ou être accentuée par) une concentration plus grande dans les eaux plus profondes et moins chaudes, au détriment de la couche échantillonnée. La grande amplitude de la distribution verticale de *E. media* (GRICE et HÜLSEMAN, 1965) permet une telle hypothèse.

La distribution de *Pleuromamma quadrangulata* permet les mêmes observations et appelle la même hypothèse d'un phénomène de submergence. Car, d'après STEUER (1932), l'espèce est sténotherme, bathypélagique et sténobathe, donc rare dans les 200 premiers mètres surtout dans les mers chaudes où les gradients verticaux de température sont importants. Il nous semble que l'espèce se cantonne sous la thermocline, qui représente pour elle une barrière. Donc, quand celle-ci est bien individualisée et se situe à la profondeur maximale atteinte par nos traits, *P. quadrangulata* n'y est pratiquement pas recueillie; c'est ce que nous observons à l'ouest de 150° W (Figs. 2 et 6) où se produit sans doute un phénomène de submergence.

Enfin, parmi les espèces qui présentent un maximum oriental mentionnons tout particulièrement *Rhincalanus nasutus* et *Eucalanus elongatus hyalinus*, qui sont limitées à l'est des 115° et 101° W respectivement. Ces espèces bathypélagiques se rencontrent, quelquefois, plus près de la surface en hiver ou dans les eaux froides (GRICE et HÜLSEMAN, 1965; GAUDY, 1967) et sont très rares aux basses latitudes dans les

eaux superficielles. D'après SCHMAUS et LEHNHOFER (1927), entre 10° N et 26° S dans l'Océan Indien et de 40° N à 30° S dans l'Océan Atlantique, il y a une submergence tropicale de *R. nasutus* dont l'habitat vertical atteint la surface aux latitudes plus élevées. L'espèce disparaît de la surface quand la température dépasse 22° et 20 °C dans les deux océans précités, or précisément *R. nasutus* n'a été récolté qu'aux stations d'«Alizé» où la température de surface est inférieure à 22 °C. Il semble que ces deux espèces doivent être considérées comme allochtones. Elles viendraient du Sud, entraînées par le courant du Pérou. Leur présence dans la couche mésopélagique sur l'équateur est due sans doute à l'upwelling, qui engendre dans les eaux superficielles des conditions caractéristiques d'eaux équatoriales plus profondes, équivalentes, peut-être, à des eaux tempérées superficielles. Ces deux espèces sont indicatrices d'eau du courant du Pérou; leur disparition ou submergence rapide indique, que dans la couche superficielle, les eaux de ce courant perdent assez tôt leur individualité originelle.

#### *Espèces à prédominance occidentale.*

*Rhincalanus cornutus* est une espèce épipélagique surtout d'eau chaude. D'après SCHMAUS et LEHNHOFER (1927), sa répartition latitudinale et verticale est complémentaire de celle de *R. nasutus* dans l'Océan Indien et l'Océan Atlantique. Dans nos échantillons du Pacifique, *R. cornutus*, quoique collecté sur tout l'équateur, est effectivement mieux représenté dans les zones les plus chaudes où *R. nasutus* ne peut survivre.

*Eucalanus attenuatus* et *E. subcrassus*, deux espèces d'eaux superficielles et chaudes (SEWELL, 1929), que GAUDY (1963) associe dans un habitat commun, sont toutes deux plus abondantes dans nos prélèvements de la région occidentale chaude. VINOGRADOV et VORONINA (1963) figurent une distribution presque analogue pour *E. attenuatus*. HEINRICH (1960) qui trouve cette dernière espèce en plus grand nombre à 154° E qu'à 174° W sur l'équateur, constate qu'elle peut être abondante dans un milieu où l'alimentation est relativement rare. Cette aptitude pourrait expliquer, ici, la différence de distribution qu'elle présente avec le phytoplancton.

#### *Espèces à prédominance centrale*

*Pleuromamma xiphias* et *P. abdominalis*, espèces très cosmopolites et carnivores ont leur maximum de présence décalé vers l'ouest par rapport à celui des herbivores. Par ailleurs, la position de ce maximum souligne l'eurythermie de ces espèces, vivant à plus de 200 m le jour (MOORE et BAUER, 1960) et qui traversent la thermocline lors de leur migration nycthémerale.

### Zonation

L'étude précédente nous a permis d'envisager diverses hypothèses écologiques pour chaque espèce. Cette analyse peut être complétée par une étude synthétique régionale.

La présence d'espèces très nettement localisées, de populations dont la densité évolue beaucoup d'une extrémité à l'autre de la zone étudiée, et les changements nets d'effectifs aux environs de certaines longitudes, laissent supposer l'existence de plusieurs zones faunistiques le long de l'équateur. Ces ensembles biologiques liés à des structures hydrologiques forment une série d'écosystèmes, que nous tenterons de décrire.

Seule la connaissance précise des multiples composantes, et leurs interactions au sein de l'ensemble, permettrait de définir de façon rigoureuse ces structures. Nous signalerons, simplement ici quelques éléments qui par leurs variations, mêmes continues, sont susceptibles d'entraîner des mutations dans la structure des eaux à travers le Pacifique équatorial.

Parmi ces facteurs rappelons l'existence, dans la couche superficielle, des apports d'eaux froides et riches du courant du Pérou et de l'upwelling, apports qui sont très importants des Galapagos à 110° W (WYRTKI, 1966). Soulignons qu'à l'ouest de 150° W la thermocline est mieux marquée et la couche isotherme plus épaisse. Aux environs de cette même longitude la limite supérieure du courant de Cromwell se situe encore vers 150 m, comme à son origine, puis s'élève et n'est plus qu'à une trentaine de mètres de la surface, près du 115° W (Fig. 6). Enfin, vers 108° W, la composante Est de ce courant diminue nettement, alors que celle qui porte vers le nord s'intensifie (HISARD, non publié). Remarquons aussi qu'à l'ouest de 180° la divergence équatoriale est peu développée (AUSTIN et RINKEL, 1957) et semble avoir été remplacée par une convergence à la fin de la croisière «Alizé».

Enfin, dans les 100 premiers mètres, la teneur en nitrate, à l'est de 110° W, est double de celle qui existe à l'ouest de 100° W (Fig. 7). Il en est à peu près de même pour le phosphate.

Il paraît possible d'individualiser 4 zones hydrologiques (A, B, C, D) séparées par les méridiens de 110°, 140° et 170° W. Remarquons que la discontinuité que nous relevons vers le 140° W n'est peut-être pas uniquement l'image de l'interruption, de plus d'un mois, de la croisière en ce point, car WYRTKI (1966) signale qu'à l'ouest de cette longitude, les «courants zonaux» caractéristiques de la région centrale du système équatorial sont bien établis.

Les effectifs du macrophytoplancton de surface, regroupés suivant le schéma de cette division, forment des ensembles homogènes différents, qui mettent en évidence une zonation floristique (Fig. 8), quoique les zones C et D soient très peu distinctes l'une de l'autre.

## Zonation faunistique

## Mise en évidence

Pour caractériser l'hypothèse d'une zonation dans la répartition des copépodes, nous avons déterminé, dans chaque zone, l'effectif moyen pour chacune des espèces et pour l'ensemble des récoltes (Tableau 1). Les valeurs moyennes d'une espèce seraient comparables entre elles, statistiquement, si elles provenaient de distributions normales ayant en outre des variances non significativement différentes. Or l'étude par voie graphique à l'aide du diagramme de «rankits» (in: BLISS, 1967) montre que les distributions ne sont pas normales. Au lieu de rechercher des transformations normalisantes pour les 50 distributions, il nous a paru suffisant et plus commode de recourir au test non paramétrique proposé par WILCOXON (1945) et étendu par WHITE (1952), pour la comparaison de deux distributions, sur lesquelles il n'est pas nécessaire de faire l'hypothèse de normalité. Ce test de rangement met en évidence au niveau des espèces, les différences de répartition qui existent entre les zones adjacentes (Tableau 2).

Il ressort de ce test qu'*Eucalanus subtennis* possède des répartitions caractéristiques de chaque zone et ce au seuil de 1 %. Cinq autres espèces et l'ensemble des copépodes (espèces indéterminées comprises) présentent 2 limites de différenciation dans leur distribution et 6 espèces en ont une. Seule *Euchaeta marina*, forme très cosmopolite, ne comporte, dans sa distribution aucune des variations régionales escomptées. *Eucalanus elongatus* est observée uniquement dans la zone A, mais cette zone n'est pas significativement distincte de la suivante, car l'espèce n'est présente que dans une partie de la zone A. En résumé entre les zones

A — B, B — C, et C — D, respectivement, 8, 6 et 4 espèces ont des effectifs significativement différents. L'ensemble des copépodes montre une différenciation entre les zones A et B d'une part et C et D d'autre part.

Tableau 1. Moyenne par trait des densités spécifiques pour les 4 zones

Espèces	Densités moyennes			
	Zone A	Zone B	Zone C	Zone D
<i>Eucalanus</i>				
<i>E. elongatus</i>	20	0	0	0
<i>E. attenuatus</i>	810	294	723	1105
<i>E. subcrassus</i>	7	2	15	17
<i>E. subtennis</i>	7647	2298	417	63
<i>Rhincalanus nasutus</i>	73	0	0	0
<i>R. cornutus</i>	285	50	247	713
<i>Undeuchaeta plumosa</i>	0	34	102	97
<i>Euchaeta marina</i>	1608	3500	2872	2236
<i>E. concinna</i>	215	51	5	0
<i>E. media</i>	54	276	160	20
<i>Pleuromamma xiphias</i>	195	707	882	361
<i>P. abdominalis</i>	325	1561	2117	945
<i>P. quadrangulata</i>	124	59	0	3
Ensemble des copépodes	16375	9691	9992	6784

Cette analyse statistique confirme bien l'existence de 4 zones dans la répartition géographique des copépodes, dans les limites spécifiques voisines de celles définies par les caractéristiques hydrographiques et floristiques. Rappelons que ces zones coïncident avec

Tableau 2. Test de rangement. Distributions zonales significativement différentes au seuil de 5% et 1 %. Nombres en italique et /: 5 %; en caractères gras et ||: 1 %

Espèces	Zones A et B		Zones B et C		Zones C et D		Conclusion schématique zones distinctes à 5/ et 1 %
	Somme minimum des rangs	Seuil critique 5 % ou 1 %	Somme minimum des rangs	Seuil critique 5 % ou 1 %	Somme minimum des rangs	Seuil critique 5 % ou 1 %	
<i>Eucalanus elongatus</i>	36	32,6					A B C D
<i>Eucalanus attenuatus</i>	24 <sup>b</sup>	27,7	37	32,6	40	32,6	A// B C D
<i>Eucalanus subcrassus</i>	43,5	32,6	37 <sup>b</sup>	37,1	62	40,6	A B// C D
<i>Eucalanus subtennis</i>	27 <sup>b</sup>	27,7	34 <sup>b</sup>	37,1	31,5 <sup>b</sup>	35,6	A// B// C// D
<i>Rhincalanus nasutus</i>	44 <sup>a</sup>	49,0					A/ B C D
<i>Rhincalanus cornutus</i>	37,5	32,6	35 <sup>b</sup>	37,1	44	40,6	A B// C D
<i>Undeuchaeta plumosa</i>	17,5 <sup>b</sup>	20,3	44 <sup>b</sup>	49,3	58	49,0	A// B// C D
<i>Euchaeta marina</i>	39	32,6	68,5	53,6	63	49,0	A B C D
<i>Euchaeta concinna</i>	29 <sup>b</sup>	35,6	42 <sup>b</sup>	45,7	56	49,0	A// B// C D
<i>Euchaeta media</i>	22 <sup>a</sup>	24,9	47	34,2	21 <sup>b</sup>	27,7	A/ B C// D
<i>Pleuromamma xiphias</i>	23 <sup>b</sup>	27,7	60	53,6	38 <sup>b</sup>	43,9	A// B C// D
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	21 <sup>b</sup>	27,7	60	53,6	41,5 <sup>b</sup>	43,9	A// B C// D
<i>Pleuromamma quadrangulata</i>	51	40,6	38 <sup>b</sup>	45,7	70	49,0	A B// C D
Ensemble des copépodes	39 <sup>a</sup>	40,6	83	63,0	31 <sup>b</sup>	35,6	A/ B C// D

celles admises pour les distributions des poissons bathypélagiques (GRANDPERRIN et RIVATON, 1966) et des euphausiacés (ROGER, 1967), capturés de nuit dans la couche 0 à 300 m par un chalut pélagique Isaacs-Kidd lors de la croisière «Alizé».

Le Tableau 1 indique pour chaque zone la densité moyenne de l'ensemble des copépodes, ou nombre moyen d'individus par trait standard de 5000 m. Ces nombres interviennent aussi dans la Fig. 10, où ils sont proportionnels aux surfaces des cercles représentant les différentes zones. Dans ces mêmes diagrammes les divers secteurs schématisent les densités spécifiques.

Nous pouvons supposer qu'il existe un écosystème dans chaque zone. Il est difficile et, peut-être, même impossible, de saisir l'ensemble des interactions spécifiques et par rapport à l'environnement, que représente cet écosystème pour la totalité du plancton. Nous admettrons que ce complexe comprend la totalité des caractéristiques des faunes partielles qui la composent, et parmi elles, celles de la taxocénose des copépodes. Ainsi, nous pourrions considérer l'étude de cette taxocénose comme une approche de la connaissance de la biocénose planctonique. Quoiqu'il faille rappeler que la sélection faite par le filet et le choix d'un nombre limité d'espèces de copépodes soient une

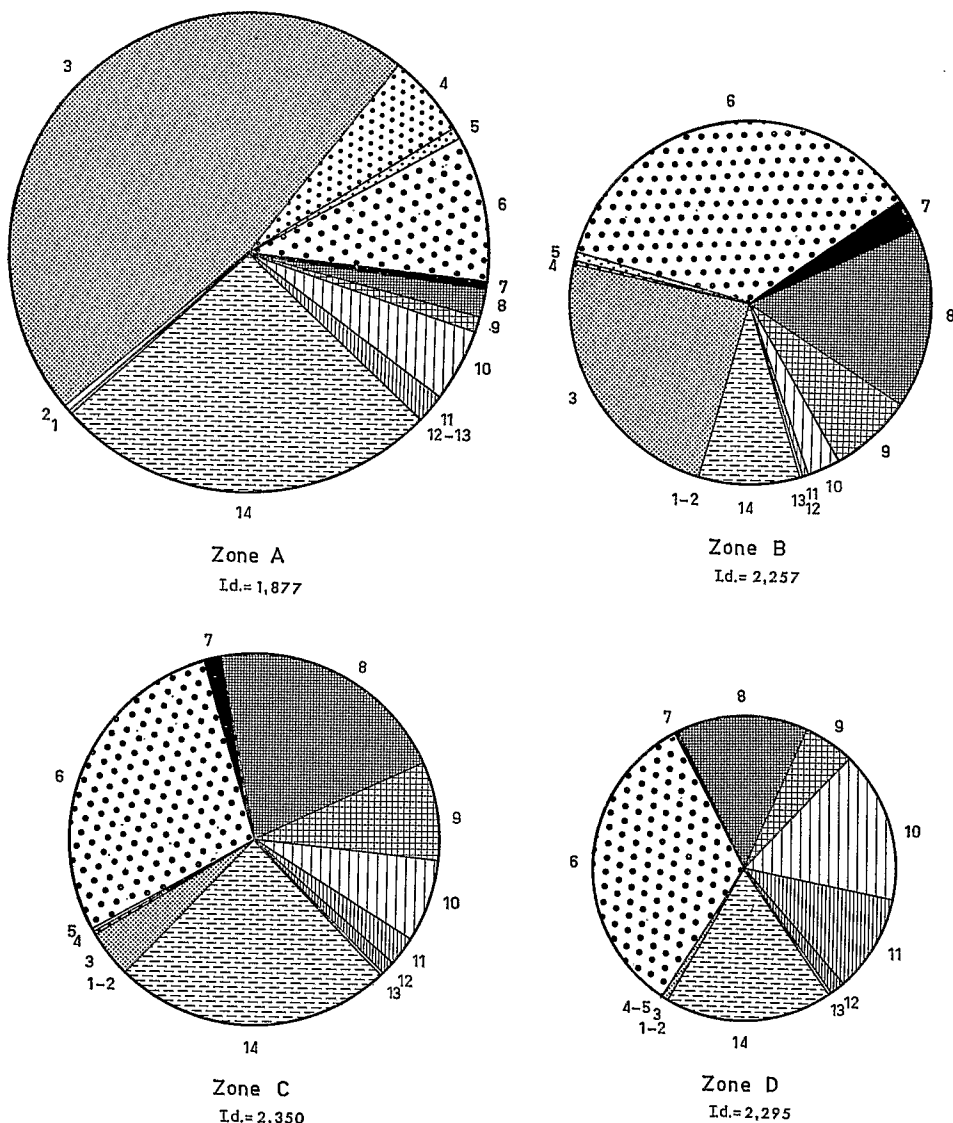


Fig. 10. Diagrammes de la diversité des 4 zones. 1: *Eucalanus elongatus*; 2: *Rhincalanus nasutus*; 3: *Eucalanus subtennis*; 4: *Euchaeta concinna*; 5: *Pleuromamma quadrangulata*; 6: *Euchaeta marina*; 7: *Euchaeta media*; 8: *Pleuromamma abdominalis*; 9: *Pleuromamma xiphioides*; 10: *Eucalanus attenuatus*; 11: *Rhincalanus cornutus*; 12: *Underuchaeta plumosa*; 13: *Eucalanus subcrassus*; 14: espèces indéterminées; I.d.: indice de diversité

simplification, qui entraîne une distorsion de la structure de la communauté réelle (MARGALEF, 1961), nous pouvons cependant supposer que la diversité spécifique totale est reflétée dans les différentes diversités qui peuvent être mesurées (MARGALEF, 1967a). Ainsi, nous tenterons d'évaluer le degré de maturité de la structure des écosystèmes par une étude basée sur les variations de la diversité de la population de copépodes, des 4 zones.

### Diversité spécifique

#### Evaluation

Les diagrammes de la Fig. 10 indiquent, pour chaque zone, le nombre d'espèces présentes et leurs effectifs, c'est une représentation graphique de la diversité spécifique. Parmi les diverses expressions numériques de la diversité, nous utiliserons celle

Tableau 3. Indices de diversité et «équitabilités» dans les 4 zones

Zones	<i>n</i>	<i>I</i>	<i>I</i> <sub>max</sub>	$\frac{I}{I_{\max}}$	% <i>n'</i>	$\varepsilon = \frac{n'}{n}$ %
A	12	1,877	3,585	52	4,8	40
B	11	2,257	3,459	65	6,4	58
C	10	2,350	3,322	71	6,9	69
D	10	2,295	3,322	69	6,6	66

retenue en écologie, par MARGALEF (1957). C'est l'indice dérivé de la formule de SHANNON (1948) donnant l'information d'un message soit:

$$I = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i$$

où *n* est le nombre d'espèces et *p<sub>i</sub>* le pourcentage d'individus de l'espèce *i* par rapport à l'effectif total de la zone. Cette mesure de la diversité a l'avantage de n'être liée à aucun modèle de distribution précis.

Aux valeurs ainsi calculées (Tableau 3) nous avons associé l'indice maximum pour chaque zone, soit: *I*<sub>max</sub> = log<sub>2</sub> *n*, qui correspond à la distribution théorique dans laquelle toutes les espèces seraient également représentées. Nous avons déterminé les indices relatifs  $\frac{I}{I_{\max}}$  permettant la comparaison des différentes zones entre elles.

LLOYD et GHELARDI (1964) soulignent l'existence de deux composantes dans cet indice de diversité: le nombre d'espèces et l'«équitabilité». Pour évaluer l'équitabilité ces auteurs préconisent de rapporter l'indice observé (*I*) à l'indice  $I' = - \sum_{r=1}^{n'} p_r \log_2 p_r$  où *p<sub>r</sub>* représente le pourcentage de l'espèce de rang *r*,

selon le modèle de distribution de MACARTHUR. La détermination de *p<sub>r</sub>* se fait d'après la formule:

$$p_r = \frac{1}{n'} \sum_{i=1}^{n'+1-r} \frac{1}{n' - i + 1}$$

pour *n'* espèces, l'espèce la plus abondante ayant le premier rang. Puis *I* et *I'* sont comparés, car la distribution de MACARTHUR, quoique théorique, est plus susceptible d'être observée dans la réalité que celle de l'indice maximum. Pour éviter le rapport de deux expressions logarithmiques *I* et *I'* l'équitabilité est donnée par  $\varepsilon = \frac{n'}{n}$  où *n'* est le nombre d'espèces qui, distribuées selon le modèle de MACARTHUR a le même indice que celui obtenu pour la population observée de *n* espèces.

#### Variations

Les variations de l'indice de diversité nous semblent être une formulation synthétique des différentes transformations des composantes du milieu, de la structure spécifique de la communauté et des interactions diverses des éléments de l'écosystème à travers le Pacifique équatorial.

MARGALEF dans plusieurs études montre que la diversité spécifique est un concept qui synthétise diverses caractéristiques de l'écosystème. Parmi les multiples composantes de l'écosystème nous passerons en revue celles que nous possédons et chercherons à établir dans quelle mesure leurs variations sont traduites par les fluctuations de la diversité, d'après les thèses de cet auteur.

MARGALEF (1967a, b) signale que la diversité est moindre dans les zones de divergence que dans celles où existent des eaux stratifiées ou une convergence. Il note qu'un environnement stable favorise la progression de l'organisation d'une communauté vers un stade de maturité supérieur donc vers un spectre de diversité plus grand. Dans les milieux pauvres en sels nutritifs et qui ont souvent (mais pas nécessairement) une grande stabilité, vivent des populations très diversifiées. Par contre, dans les zones où la production primaire est importante, un très petit nombre d'espèces animales se développe. A ce stade jeune d'une succession s'opposent les stades mûrs, caractérisés par un grand nombre d'espèces; parmi celles-ci se développent surtout celles dont le niveau trophique est élevé, ce réseau alimentaire complexe permettant une meilleure utilisation de l'énergie de l'écosystème (MARGALEF, 1963). Enfin MARGALEF (1963, 1967b) rappelle que, près de l'équateur, les écosystèmes sont souvent plus mûrs, plus spécialisés et plus diversifiés que sous les latitudes plus élevées.

D'après les idées de MARGALEF, que nous venons de résumer en les schématisant, nous pouvons tenter de comprendre l'évolution zonale de la diversité le long de l'équateur. La diversité, l'indice relatif et l'équitabilité croissent de la zone A à la zone C et,

ont une valeur légèrement inférieure en *D* qu'en *C*. La faible diversité observée dans la zone *A* serait liée à la divergence, bien caractérisée du lieu, qui s'atténue pour faire place, peut-être, au cours de la croisière «Alizé» à une convergence dans la zone *D*. Mais l'infériorité de la diversité dans la zone *D* par rapport à la zone *C* est sans doute liée à des phénomènes de stabilité dans le temps. Car d'après le Morskoï Atlas (ISAKOV, 1950) l'écart annuel des températures trimestrielles moyennes de surface, pratiquement nul dans la zone *C*, légèrement inférieur à 1 °C dans la zone *D* et voisin de 2 °C dans les zones *A* et *B*, traduit des variations dans la stabilité thermique que l'on retrouve dans la circulation verticale. En effet, la zone *D* présente des variations temporaires qui diminuent sa stabilité par rapport à la zone *C*. ROTSCHI et JARRIGE (1968) signalent que parfois l'upwelling équatorial sur le 170° E est renforcé par forts vents d'est, mais qu'il arrive aussi qu'une convergence apparaisse par vents d'ouest (ROTSCHI, 1968). Rappelons que la zone *A* est le siège d'une grande instabilité due aux variations de l'intensité de l'upwelling et des caractéristiques des eaux du sud transportées par le courant du Pérou. Cette évolution de la stabilité concorde selon les idées de MARGALEF avec les faibles diversités trouvées.

De même, dans la zone *A*, qui est la plus riche en sels nutritifs et où la production primaire est maximale, nous remarquons une faible diversité due à *Eucalanus subtennis*, qui prédomine largement avec 45% de l'effectif total (Fig. 10). En l'absence de données capables de nous permettre d'apprécier le degré de maturité de l'écosystème, nous pouvons seulement noter sur le plan trophique que les variations des effectifs des genres *Euchaeta* et *Pleuromamma*, qui se composent d'espèces dont le régime est essentiellement carnivore (MULLIN, 1966), sont telles que leur taux de participation aux effectifs des 4 zones (27, 70, 80 et 64%) s'ordonnent approximativement comme les indices de diversité.

Enfin, il semble que les apports d'eaux du sud et d'eaux profondes font que la couche superficielle de la région orientale présente des caractères écologiques moins typiquement équatoriaux que ceux de la région occidentale, où peut se développer une communauté de copépodes plus diversifiée.

### Conclusions

La prospection de nuit, de la couche 0 à 200 m, le long de l'équateur, a donné des répartitions de copépodes, qui font apparaître une diminution des effectifs d'est en ouest phénomène déjà souligné, sur le plan général, par divers auteurs. HEINRICH (1960) associe cet appauvrissement de la «couche de surface» à la réduction du taux de phosphate et à l'affaiblissement des vents, donc de l'«upwelling». VINOGRADOV et VORONINA (1963) rattachent également le maximum

occidental à la zone d'«upwelling» et de divergence riche en phytoplancton. Enfin, d'après VINOGRADOV et al. (1961), la quantité de plancton varie en sens inverse de la profondeur de la thermocline dont l'existence est liée aux remontées d'eaux. Pour l'ensemble des copépodes nous avons abouti aux mêmes conclusions générales. En effet l'étude du milieu, réalisée sur les données collectées simultanément avec le plancton, nous a permis de relier à l'abondance de ce dernier dans la zone orientale la divergence bien développée, l'upwelling, les eaux du courant du Pérou, les basses températures, la richesse en sels nutritifs et en phytoplancton. Cette distribution zoogéographique indique, selon l'hypothèse de KING et DEMOND (1953), qu'aux basses latitudes, où les processus biologiques ont un rythme très rapide, le maximum de zooplancton n'est pas loin des lieux de remontées d'eaux.

De plus quelques précisions écologiques ont pu être apportées au niveau des espèces. En effet il semble que les facteurs les plus importants dans la distribution soient: la nourriture végétale (donc le phytoplancton de surface) pour *Eucalanus subtennis*; la température et la thermocline pour *Euchaeta media* et *Pleuromamma quadrangulata*; les proies pour *Euchaeta marina*; l'upwelling et le courant du Pérou pour *Eucalanus elongatus hyalinus* et *Rhincalanus nasutus*. Par contre, les 3 espèces d'eaux chaudes *Rhincalanus cornutus*, *Eucalanus attenuatus* et *Eucalanus subcrassus* sont mieux représentées à l'ouest, où la température est plus élevée.

Pour les sels nutritifs (Fig. 7) et le phytoplancton (Figs. 8 et 9) nous constatons que l'appauvrissement vers l'ouest est de moins en moins sensible pour les couches de plus en plus profondes. Sans prétendre que les copépodes étudiés participent à la formation de la couche diffusante profonde (Deep Scattering Layer — DSL), notons toutefois qu'analysant les enregistrements de la croisière «Alizé» GRANDPERRIN (1969) constate, à partir de 155° W, vers l'ouest, «un enfoncement progressif marqué des couches, de nuit». De l'observation des cartes de distribution de VINOGRADOV et VORONINA (1963) il ressort que, de 150° W à 160° E, le biomasse du zooplancton, qui passe de 200 à 50 cm<sup>3</sup>/1000 m<sup>3</sup> dans la couche 0 à 100 m, est presque constante dans les couches 100 à 200 m et surtout 200 à 500 m.

Nous soulignons que la décroissance observée dans la couche des 200 premiers mètres est accentuée par les distributions plus superficielles de certains copépodes dans les zones de divergence intense et d'upwelling (GUEREDRAT, 1969). VINOGRADOV et VORONINA (1964) constatent que plusieurs espèces ont leur maximum le moins profond dans les zones de divergence.

L'étude de la distribution du phytoplancton, de la courantométrie et des caractéristiques physico-chimiques du milieu, nous a permis de distinguer 4 zones au sein desquelles les variations de fréquences de la majorité des espèces, sont significativement in-

férieures aux variations interzonales, définissant ainsi quatre «écosystèmes» le long de l'équateur. L'indice de diversité spécifique considéré comme l'expression numérique de la composition faunistique de ces communautés croît d'est en ouest. Il s'est avéré que les variations de l'indice de diversité semblent renseigner sur les écosystèmes en tenant compte des composantes essentielles de leur structure qui sont, la circulation verticale des eaux, leur teneur en éléments biogènes, la stabilité historique des facteurs physicochimiques, l'abondance du phytoplancton, la composition faunistique, le niveau trophique prépondérant et les apports d'eaux de latitudes plus élevées dans le cas présent.

Les vents alizés, par la divergence qu'ils conditionnent, d'une part, l'upwelling lié au courant du Pérou, d'autre part engendrent dans les couches superficielles du Pacifique oriental un écosystème d'eau tempérée qui perd de son individualité au cours du transport vers l'ouest, créant une situation qui est sans doute responsable de l'enrichissement observé sur l'équateur par rapport aux régions tropicales adjacentes. C'est principalement ce qui ressort de l'analyse des considérations écologiques au niveau des espèces et, au delà, de l'étude synthétique menée à l'aide de l'indice de diversité spécifique, qui indique, en outre, que l'écosystème acquiert une plus grande maturité, des Galapagos au nord des Iles Salomon; la toutefois semblent intervenir d'autres phénomènes liés au système hydrographique de la limite occidentale de l'Océan Pacifique.

### Résumé

1. Durant la croisière «Alizé» faite le long de l'équateur dans l'Océan Pacifique de 86° 20 W à 151° 01 E, 33 traits furent exécutés à l'aide d'un filet à plancton ordinaire dans la couche 0 à 200 m, de nuit.

2. Ces échantillons montrent 3 types de distribution pour les copépodes; la principale présente la décroissance bien connue qui existe d'est en ouest.

3. Les différentes distributions, à maximum oriental, semblent être contrôlées par: (a) l'abondance du phytoplancton de surface pour *Eucalanus subtennis*; (b) la température et la thermocline pour *Euchaeta media* et *Pleuromamma quadrangulata*; (c) les proies pour *Euchaeta marina*; (d) l'upwelling et le courant du Pérou pour *Eucalanus elongatus hyalinus* et *Rhincalanus nasutus*. Les 3 espèces d'eaux chaudes (*Rhincalanus cornutus*, *Eucalanus attenuatus* et *Eucalanus subcrassus*) sont plus abondantes dans la région occidentale où la température est plus élevée. Les 2 espèces cosmopolites *Pleuromamma xiphias* et *Pleuromamma abdominalis* n'offrent aucune corrélation nette avec le biotope. La présence de certaines espèces dans les eaux superficielles de la zone A, où la divergence est intense et où existe un upwelling, accentue probablement la décroissance des effectifs observée vers l'ouest dans la couche 0 à 200 m.

4. Quatre zones délimitées par la distribution du phytoplancton, les courants, la circulation verticale et les propriétés physicochimiques du biotope, coïncident avec la zonation des copépodes vérifiée par un test de rangement au niveau des espèces.

5. Dans ces limites, les diversités spécifiques d'après  $I = - \sum p_i \log_2 p_i$  et les «équivalences» ont été calculées. Les variations de la diversité rendent compte de l'évolution de l'écosystème d'après la théorie de MARGALEF. La faible diversité dans la zone orientale est liée à la divergence bien développée, aux taux élevés de sels nutritifs, à la production intense de phytoplancton, à l'instabilité dans le temps et à l'arrivée d'eaux du sud. Là, l'écosystème est dans un stade jeune de succession de populations avec un fort pourcentage d'herbivores tel qu'*Eucalanus subtennis* (45%). La diversité confirme les changements dus aux vents Alizés le long de l'équateur, surtout dans la région orientale de l'Océan Pacifique.

### Littérature citée

- AUSTIN, T. S. and M. O. RINKEL: Variations in upwelling in the equatorial Pacific. Proc. Pacif. Sci. Congr. (No. 9) 16, 67—71 (1957).
- BLISS, C. I.: Statistics in biology, 558 pp. New York: McGraw-Hill 1967.
- BOGOROV, V. G., K. V. BEKLEMISHEV and M. E. VINOGRADOV: The distribution of plankton in the Pacific Ocean and its relation to geographical zonation. Proc. Pacif. Sci. Congr. (No. 10) (Honolulu) (1961).
- et M. E. VINOGRADOV: Distribution de la biomasse du zooplancton de la partie centrale de l'Océan Pacifique. [En Russe]. Trudy hydrobiol. Sta., Kyyiv 10, 208—223 (1960).
- BROOKS, E. R.: Further selective feeding studies of some adult copepods on food including their own nauplii. Manuscript non publié 1969.
- DESROSIERES, R.: Surface macrophytoplankton of the Pacific Ocean along the Equator. Limnol. Oceanogr. 14, 626—632 (1969).
- , J. LE BOURHIS et B. WAUTHY: Mesures de production primaire de la croisière «Alizé» du N.O. Coriolis. O.R.S.T. O.M. Nouméa Océanogr. Rapp. (multigr.) 13, 1—24 (1968).
- GAUDY, R.: Campagne du navire océanographique «Calypso» dans les eaux côtières du Brésil (janvier—février 1962) copépodes pélagiques. Recl Trav. Stn mar. Endoume 30, 15—42 (1963).
- Note préliminaire sur la systématique et la répartition annuelle des copépodes des eaux superficielles de Tuléar (Madagascar). Recl Trav. Stn mar. Endoume (Fasc. hors série suppl.) 6, 71—99 (1967).
- GRANDPERRIN, R.: Couches diffusantes dans le Pacifique équatorial et sud tropical. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr. 7, 99—112 (1969).
- et J. RIVATON: Croisière «Alizé». Individualisation de plusieurs ichtyofaunes le long de l'équateur. Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr. 4, 35—49 (1966).
- GRICE, G. D. and K. HÜLSEMAN: Abundance, vertical distribution and taxonomy of calanoid copepods at selected stations in the northeast Atlantic. J. Zool. 146, 213—262 (1965).
- GUEREDRAT, J. A.: Distribution de quatre espèces de copépodes bathypélagiques dans l'ouest du Pacifique équatorial et tropical sud. Deep Sea Res. 16, 361—375 (1969).



- HEINRICH, A. K.: The horizontal distribution of copepods in the central Pacific and the factors determining it. *Trudy Inst. Okeanol.* **41**, 31—41 (1960).
- HISARD, P. et P. RUAL: Courant Equatorial Intermédiaire et contre-courants adjacents. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* **8**, 21—45 (1970).
- ISAKOV, I. S. (Ed.) *Morskoï Atlas. T.2. Izdanié glavnogo ohtaba voennomorskikh sil*, [Russ.]. 76 pp. Moskva; 1950.
- KING, J. E. et J. DEMOND: Zooplankton abundance in the central Pacific. *Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S.* **82**, 111—114 (1953).
- and T. S. HIDA: Zooplankton abundance in the central Pacific. Part II. *Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S.* **118**, 365—395 (1957).
- LANG, B. T.: Taxonomic review and geographical survey of the copepod genera *Eucalanus* and *Rhincalanus* in the Pacific Ocean, Thesis, 284 pp. Univ. California San Diego 1965.
- LEMASSON, L. et B. PITON: Le contre-courant de Cromwell et la distribution verticale de quelques propriétés physico-chimiques des eaux équatoriales. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* **7**, 73—81 (1969).
- LLOYD, M. and GHELARDI: A table for calculating the equitability component of species diversity. *J. Anim. Ecol.* **33**, 217—225 (1964).
- MARGALEF, R.: La teoría de la información en ecología. *Mems R. Acad. Cienc. Artes Barcelona* **32**, 373—449 (1957).
- Corrélations entre certains caractères synthétiques des populations de phytoplancton. *Hydrobiologia* **18**, 156—164 (1961).
- Succession in marine populations. *Adv. Frontiers Plant Sci.* **2**, 137—188 (1963).
- El ecosistema. In: *Ecología marina*, pp 377—453. Caracas: Fundación La Salla de Ciencias naturales Caracas 1967a.
- Some concepts relative to the organization of plankton. *Oceanogr. mar. Biol. A. Rev.* **5**, 257—289 (1967b).
- MOORE, H. B. and J. C. BAUER: An analysis of the relation of vertical distribution of three copepods to environmental conditions. *Bull. mar. Sci. Gulf Caribb.* **10**, 430—443 (1960).
- MULLIN, M. M.: Selective feeding by calanoid copepods from the Indian Ocean. In: *Some contemporary studies in marine science*, pp 545—554. Ed. by H. BARNES. London: George Allen & Unwin Ltd. 1966.
- REID, J. L., Jr.: On circulation, phosphate-phosphorus content, and zooplankton volumes in the upper part of Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* **7**, 287—306 (1962).
- REPPELIN, R. et J. A. GUEREDRAT: Efficiences comparées de filets à plancton coniques de mêmes dimensions et de mailles différentes. II Sélectivité de la maille n° 000 pour les amphipodes et les copépodes. *J. Cons. int. Explor. Mer* **33**, 256—281 (1970).
- ROGER, C.: Contribution à la connaissance des euphausiacés du Pacifique équatorial. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* **5**, 29—37 (1967).
- ROSE, M.: Copépodes pélagiques. *Faune Fr.* **26**, 1—374 (1933).
- ROTSCH, H.: Remontée d'eau froide et convergence à l'équateur dans le Pacifique occidental. *C.r. heb. Séanc. Acad.*, Paris (B) **267**, 1459—1462 (1968).
- P. HISARD, L. LEMASSON, Y. MAGNIER, J. NOEL et B. PITON: Résultats des observations physicochimiques de la croisière «Alizé» du N.O. Coriolis. *O.R.S.T.O.M. Nouméa Océanogr. Rapp. (multigr.)* **2**, 1—55 (1967).
- et F. JARRIGE: Sur le renforcement d'un upwelling équatorial. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* **34**, 87—90 (1968).
- SCHMAUS, P. H. and K. LEHNHOFFER: Copepoda 4: *Rincalanus* DANA, 1852 der Deutschen Tiefsee-Expedition, Systematik und Verbreitung der Gattung. *Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee-Exped. 'Valdivia'* **23**, 355—400 (1927).
- SEWELL, R. B. S.: The Copepoda of Indian Seas. Part I. *Mem. Indian Mus.* **10**, 1—221 (1929).
- SHANNON, C. E.: A mathematical theory of communication. *Bell Syst. tech. J.* **27**, 379—423 (1948).
- STEUER, A.: Copepoda 6: *Pleuromamma* GIESBR. 1898 der Deutschen Tiefsee-Expedition. *Wiss. Ergebn. dt. Tiefsee-Exped. 'Valdivia'* **24**, 1—119 (1932).
- TRANter, D. J. et A. C. HERON: Experiments on filtration in plankton nets. *Aust. J. mar. Freshwat. Res.* **18**, 89—111 (1967).
- VINOGRADOV, M. E. and N. M. VORONINA: The distribution of different groups of plankton in accordance with their trophic level in the Indian Equatorial Current area. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer* **153**, 200—204 (1961).
- Quantitative distribution of plankton in the upper layers of the Pacific equatorial currents. I. The distribution of standing crops and the horizontal distribution of some species. [In Russ.]. *Trudy Inst. Okeanol.* **71**, 22—59 (1963).
- Quantitative distribution of plankton in the upper layers of the Pacific equatorial currents. II. Vertical distribution of some species. [In Russ.]. *Trudy Inst. Okeanol.* **65**, 58—76 (1964).
- and I. N. SUKHANOVA: The horizontal distribution of the tropical plankton and its relation to some peculiarities of the structure of water in the open sea areas. [In Russ.]. *Okeanologia* **1**, 283—293 (1961).
- WHITE, C.: The use of ranks in a test of significance for comparing two treatments. *Biometrics* **8**, 33—41 (1952).
- WILCOXON, F.: Individual comparisons by ranking methods. *Biomet. Bull.* **1**, 80—83 (1945).
- WYRTKI, K.: Oceanography of the eastern equatorial Pacific Ocean. *Oceanogr. mar. Biol. A. Rev.* **4**, 33—68 (1966).

Author's address: J. A. GUEREDRAT  
Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa  
B.P. 4  
Nouméa, New Caledonia



Evolution d'une population de copépodes dans le système des courants équatoriaux  
de l'Océan Pacifique.  
Zoogéographie, écologie et diversité spécifique

J. A. GUEREDRAT

Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa; Nouméa, New Caledonia

21 JAN. 1972  
O. R. S. T. O. M.  
Collection de Référence  
n° B5479 Ocea